Le cladisme

par Philippe Janvier, Pascal Tassy et Herbert Thomas

■ Alors qu'on la croyait mourante, la systématique — cette science qui s'occupe de classer les formes animales — retrouve une nouvelle jeunesse. Ce renouveau est dû à l'épanouissement de ce que l'on nomme la *systématique phylogénétique* ou *cladisme.* Aujourd'hui, le cladisme suscite de vives controverses en Europe, quelques années après les véritables tempêtes qui secouèrent les États-Unis.

■ Fondé sur une nouvelle méthode d'analyse de relations de parenté entre les animaux, le cladisme en vient à bousculer sérieusement les classifications traditionnelles. Mais le cladisme n'est pas une révolution ou une mode passagère, comme on le prétend parfois. C'est l'aboutissement prévisible de l'histoire des sciences de l'évolution et d'une certaine conception de la systématique, à savoir exprimer dans le langage zoologique la phylogénie, c'est-à-dire l'histoire du développement des êtres vivants.

Philippe Janvier, est attaché de recherche au CNRS et travaille à l'université de Paris VI dans le cadre des recherches du laboratoire associé de paléoanatomie et paléobiogéographie.
Pascal Tassy est assistant au laboratoire de paléontologie des vertébrés et de paléontologie humaine à l'université de Paris VI.
Herbert Thomas est attaché de recherche au CNRS. Il est membre d'une formation de recherche du CNRS intitulée « Anthropologie des hommes fossiles et paléontologie des vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique et d'Asie tropicale ».

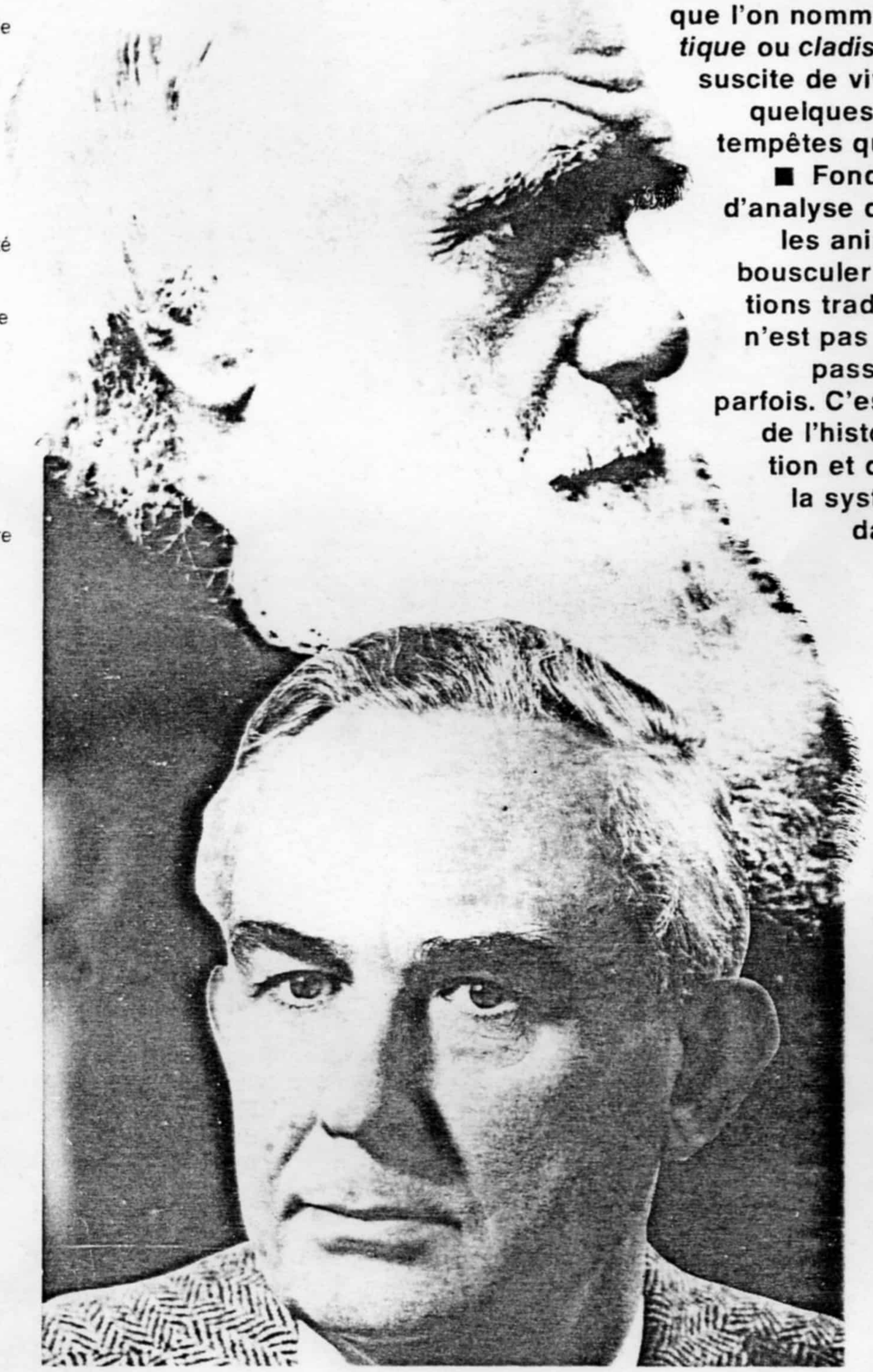


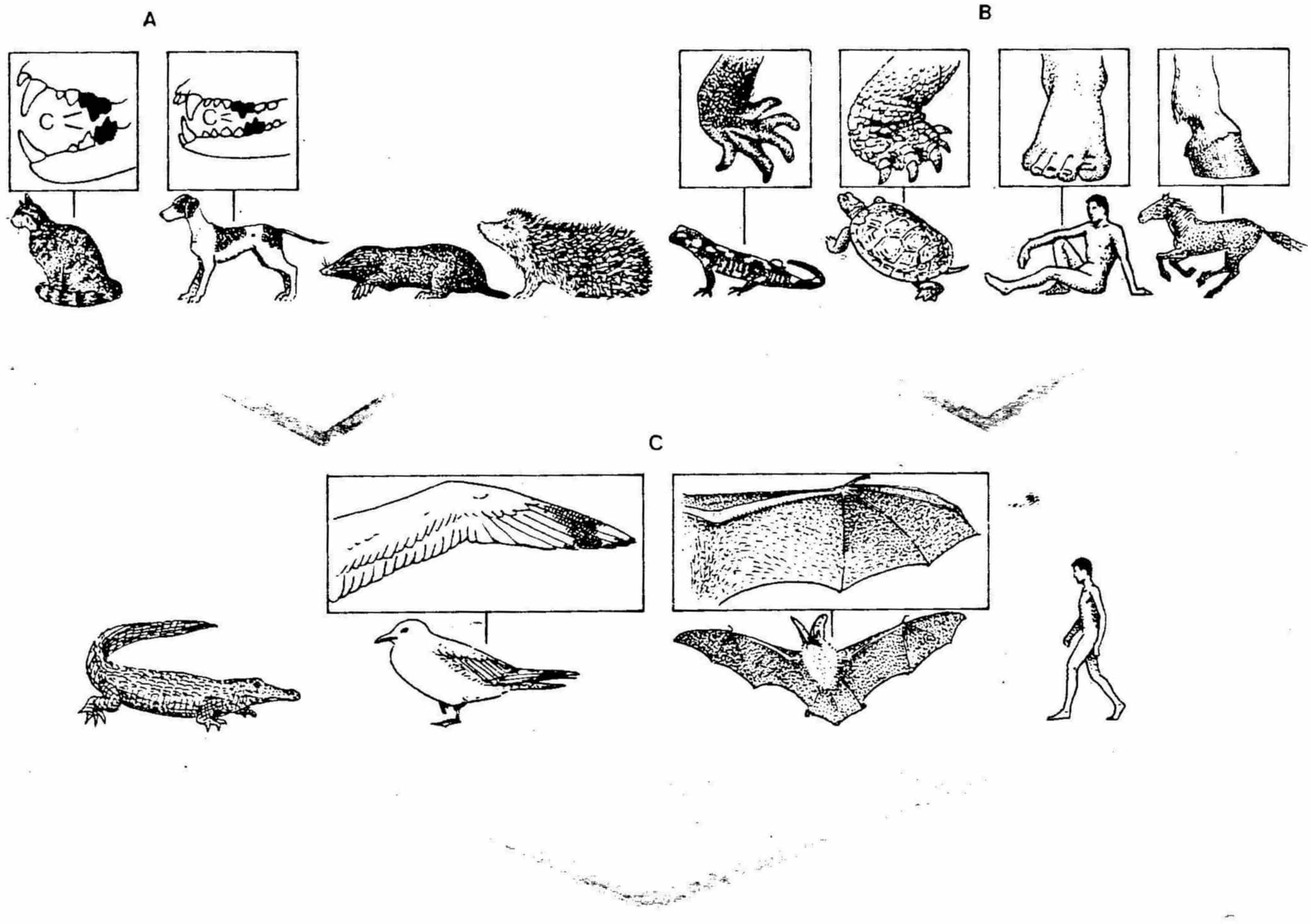
Figure 1. **Charles Darwin (1809-1882) en haut et Willi Hennig (1913-1976) en bas. Deux hommes qui ont fortement marqué de leur influence les idées évolutionnistes. Le premier, véritable auteur de ce que l'on appelle la « théorie de l'évolution », avait déjà clairement exprimé la signification fondamentale des classifications zoologiques en prédisant que celles-ci deviendraient des généalogies. Le second a élaboré une méthodologie rigoureuse de construction de la phylogénie. Ce faisant, il a façonné avec éclat l'outil permettant d'accomplir la prédiction de Darwin.** (Darwin : cliché Roger-Viollet ; la photographie de W. Hennig a été aimablement communiquée par Mme I. Hennig.)

■ Si le besoin de classer les formes animales remonte à Aristote, on peut considérer que le *Systema Natura* du naturaliste suédois Linné représente le point de départ de la nomenclature zoologique moderne. La classification linnéenne était conçue comme un système hiérarchique où les espèces animales (et végétales) étaient regroupées en catégories qui s'emboîtaient les unes dans les autres : les espèces dans les genres, les genres dans les ordres, les ordres dans les classes, les classes dans les embranchements. Considéré comme immuable, ce type de classification permet de s'y référer comme on se réfère à un dictionnaire : chaque animal y figure « à sa place ». Plus deux animaux se ressemblent, plus on a de chance de les rencontrer regroupés dans la même case.

Mais ce système de classification fixiste commença à être considéré sous un jour nouveau quand Lamarck au début du XIX^e^ siècle et surtout Darwin, un peu plus tard, commencèrent à admettre l'évolution des espèces. La ressemblance, qui avait amené Linné à classer les animaux dans une même catégorie, n'était-elle pas due au fait que ces animaux descendaient d'un même ancêtre commun ? Pour Darwin, seule la connaissance de la phylogénie, c'est-à-dire l'histoire du développement des espèces, pouvait donner un sens à nos classifications et permettre d'établir une

classification zoologique non arbitraire. Mais, malgré les mises en garde de Darwin, phylogénie et classification s'ignorèrent le plus souvent pendant la seconde moitié du XIX[e] siècle et dans certains cas, jusqu'à nos jours. Si Darwin avait prédit que nos « classifications deviendraient des généalogies », nous sommes encore loin du compte.

L'histoire de l'ancien ordre des Pachydermata illustre assez bien le constant réajustement de la classification. Sur la base de l'épaisseur de leur peau, on avait créé au XVIII[e] siècle — et Cuvier l'avait entériné — l'ordre des pachydermes pour réunir notamment éléphants, hippopotames et rhinocéros. L'anatomie comparée de ces animaux, la découverte de formes éteintes apparentées à chacun de ces groupes, prouvèrent que ceux-ci ont en fait des affinités bien différentes. Les éléphants appartiennent à l'ordre des proboscidiens, les hippopotames sont plus proches des cochons et des cerfs (ongulés à nombre pair de doigts : ordre des artiodactyles) et les rhinocéros sont apparentés aux chevaux (ongulés à nombre impair de doigts : ordre des périssodactyles). D'un point de vue évolutionniste, on peut dire que la peau épaisse des pachydermes n'est héritée de nul ancêtre commun. Cet ordre n'a donc pas de signification phylogénétique. Cet exemple montre comment la classification zoologique peut changer à mesure que s'améliore la compréhension du monde vivant et de son évolution. Des essais tout à fait louables de réajustement entre classification et phylogénie ont d'ailleurs été tentés à plusieurs reprises, notamment par Cope à la fin du siècle dernier, et plus récemment par Huxley et par le paléontologiste américain Simpson. Mais, ce n'est qu'avec l'avènement de ce que l'on appelle aujourd'hui la systématique phylogénétique ou « cladisme », que l'on en vient à bousculer sérieusement la classification traditionnelle. Tenue par certains pour révolutionnaire, cette méthode se propose de construire la phylogénie des animaux selon des critères sensiblement différents de ceux employés à la suite des travaux de Simpson et Mayr[1, 2, 3] par la majorité des zoologistes et paléontologues. Dans la première partie de cet article, nous nous attacherons à exposer les grandes lignes de cette méthode. Puis nous essaierons de montrer comment notre connaissance de la phylogénie s'amé-



(1) G. G. Simpson, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85*, 1, 1945.
(2) G. G. Simpson, *Principles of animal taxonomy*, Columbia Univ. Press, 1961.
(3) E. Mayr, *Principles of systematic zoology*, Mc Graw-Hill, New York, 1969 ; E. Mayr, *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch., 12*, 94, 1974.

Figure 2. **La recherche du degré de parenté fait appel à la ressemblance des caractères morphologiques. Mais ces ressemblances peuvent être de trois types et leurs significations totalement différentes.**
A. **La ressemblance peut être due à la possession des mêmes caractères évolués. Par exemple, la possession de dents dites carnassières chez les chats et les chiens peut servir à définir un groupe les réunissant : ce sont des carnivores. Un tel groupe est** monophylétique, **en ce sens que le caractère « dent carnassière » est hérité d'un ancêtre commun aux deux groupes et qui leur est exclusif. Ce n'est pas en même temps l'ancêtre d'un autre groupe classé hors des carnivores.**
B. **La ressemblance peut être due à la possession en commun de caractères primitifs qui sont demeurés pratiquement inchangés depuis l'ancêtre initial. Par exemple, le groupe qui réunit différentes espèces comme la tortue, la salamandre et l'homme parce qu'ils possèdent cinq doigts (au membre postérieur) est** paraphylétique, **en ce sens que ce caractère est hérité d'un ancêtre qui n'est pas propre au groupe. C'est aussi celui d'autres animaux situés hors du groupe. L'ancêtre commun à la tortue et à l'homme est aussi celui du cheval qui ne possède plus qu'un doigt et l'homme est plus apparenté au cheval qu'à la tortue, puisque ce sont deux mammifères.**
C. **La ressemblance peut être superficielle, due à un phénomène de convergence apparu au cours de l'évolution. Par exemple, l'aile d'oiseau et de chauve-souris est un organe apparu indépendamment dans les deux groupes par adaptation à une même fonction (le vol), selon des modalités différentes. Un tel groupe non naturel est** polyphylétique, **car le caractère convergent n'est pas hérité d'un même ancêtre commun.**

cussions entre les partisans
lg et ceux de Simpson prennent
'allure d'affrontements.

liore grâce à l'analyse cladistique, et les répercussions que cela entraîne dans la classification. Il apparaît ainsi, qu'à l'instar des pachydermes de nombreuses catégories de classifications réunissent différentes espèces parce qu'elles se ressemblent alors qu'elles ne possèdent pas toujours un ancêtre commun. Par exemple, les cinq classes traditionnelles de vertébrés, à savoir les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, sont souvent tenues pour naturelles et éternelles. Pourtant, comme nous le verrons à partir de quelques exemples, certaines de ces classes se révèlent artificielles.

Des ressemblances trompeuses.

On peut affirmer, sans offenser quelque obscur précurseur, que la méthode cladistique fut conçue en 1950 par l'entomologiste allemand Hennig,[4] puis ignorée pendant quinze ans. En revanche, la parution en anglais de *Phylogenetic systematics* en 1966[5] — qui n'est toujours pas traduit en français — provoqua aussitôt des prises de position très vives dans tout le monde anglo-saxon. La méthode est aujourd'hui de plus en plus utilisée en systématique zoologique, celle des insectes et des poissons notamment. Il n'est pas de discussion phylogénétique qui n'aboutisse à un débat d'idées concernant l'approche hennigienne de la systématique. Mais pour des raisons très diverses, peu d'auteurs de langue française avaient abordé jusqu'à présent ces questions. L'affrontement entre les partisans de Simpson et ceux de Hennig donne parfois à leurs discussions des allurés de querelle des Anciens et des Modernes. En témoigne l'importance des débats sur la classification zoologique aux entretiens du Muséum en mai 1979 ou bien encore la polémique qui s'est engagée dans la revue britannique *Nature* l'année dernière.[6]

La méthode de Hennig de construction de la phylogénie consiste à établir le degré de parenté entre plusieurs espèces (ou groupes d'espèces). En d'autres termes, on cherche à découvrir le degré d'ancienneté de leur ascendance commune. Si deux espèces A et B sont plus étroitement apparentées entre elles qu'à une troisième espèce C, on considère que l'ancêtre (espèce fossile) des espèces A et B est moins ancien dans le temps que l'ancêtre commun aux trois. Représenté sous forme d'un schéma graphique, cela donne une succession de dichotomies : c'est le cladogramme.

La recherche du degré de parenté fait appel à la ressemblance des caractères morphologiques. Mais ces ressemblances peuvent être de trois types et leurs significations phylogénétiques sont très différentes. Comme nous le verrons à partir de quelques exemples, ne pas faire la distinction entre ces types de ressemblances est une source importante d'erreurs.

La ressemblance peut être superficielle, due à un phénomène de convergence apparu au cours de l'évolution. Par exemple, il n'est pas question de regrouper les oiseaux et les chauves-souris sous prétexte que le membre antérieur est transformé en aile. L'aile des oiseaux et l'aile des chauves-souris ne sont pas homologues. Elles sont construites différemment, en fonction d'une même adaptation au vol. Le caractère convergent (l'aile), apparu indépendamment, n'est hérité d'aucun ancêtre commun. Ce serait une erreur de classer ensemble oiseaux et chauves-souris. Un tel groupe non naturel serait dit *polyphylétique* (fig. 2A). Cet exemple caricatural était, bien entendu, connu depuis longtemps. Mais la ressemblance morphologique peut être due à la possession en commun de caractères primitifs qui sont demeurés pratiquement inchangés depuis l'ancêtre initial. Ce sont, par exemple, les cinq doigts de la tortue et de l'homme. Ce caractère est hérité d'un ancêtre qui n'est pas propre au groupe tortue + homme. Par exemple, l'ancêtre commun à la tortue et à l'homme est aussi celui du cheval, qui, lui, ne possède plus qu'un doigt (caractère évolué, autrement dit dérivé par rapport à l'état initial). Or, l'homme est plus étroitement apparenté au cheval qu'à la tortue (ce sont deux mammifères). Un groupe réunissant des espèces qui partagent les mêmes caractères primitifs (ou caractères *plésiomorphes*) est nommé *paraphylétique* par Hennig

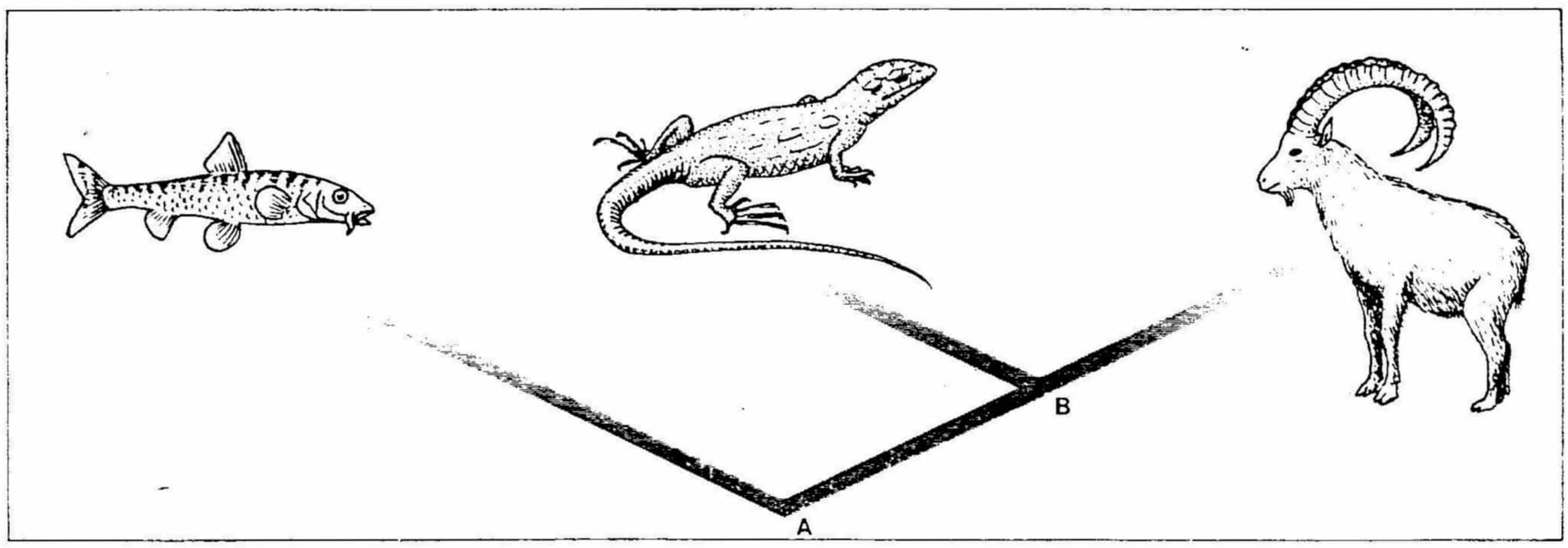


Figure 3. **La méthode de Hennig pour construire l'arbre phylogenétique consiste à établir le degré de parenté entre plusieurs espèces sur la base de la possession en commun de caractères évolués dits « apomorphes », hérités d'une espèce ancestrale commune. En d'autres termes, elle cherche à découvrir la proximité de leur ascendance commune. Dans cet exemple, les relations phylogénétiques entre trois types de vertébrés, le goujon, le lézard et le bouquetin, ont été examinées. Ces trois vertébrés possèdent des caractères qu'ils ont de toute évidence hérités d'un ancêtre commun A. Ce sont, par exemple, la colonne vertébrale, des membres pairs, une mâchoire, etc.**

La première hypothèse consiste à admettre que lézard et bouquetin sont plus étroitement apparentés. Effectivement, malgré une morphologie générale différente, ils partagent un certain nombre de caractères évolués hérités d'un ancêtre commun B : poumons, narines internes, amnios (enveloppe qui protège l'embryon), membres tétrapodes, etc. Une autre hypothèse serait d'envisager au contraire que goujon et lézard sont plus étroitement apparentés, car ils partagent des caractères comme le sang « froid » ou l'oviparité. Mais cette deuxième hypothèse est moins « économique » que la précédente, puisqu'il faudrait admettre que les caractères évolués cités ci-dessus seraient apparus indépendamment deux fois, chez le bouquetin d'une part, chez le lézard d'autre part. Au contraire, sang froid et oviparité sont des caractères primitifs qui ne témoignent pas d'affinités phylogénétiques, et qui ont été perdus par le bouquetin. En conclusion, cette représentation graphique (ou cladogramme) rend compte de tous les caractères envisagés de la façon la plus économique. On en conclut que l'ancêtre commun (B : possesseur de poumons, de narines internes, de membres tétrapodes, etc.) au bouquetin et au lézard est moins ancien dans le temps que celui commun aux trois (A : possesseur d'une colonne vertébrale, de mâchoires, de membres pairs et qui était ovipare et à sang froid).

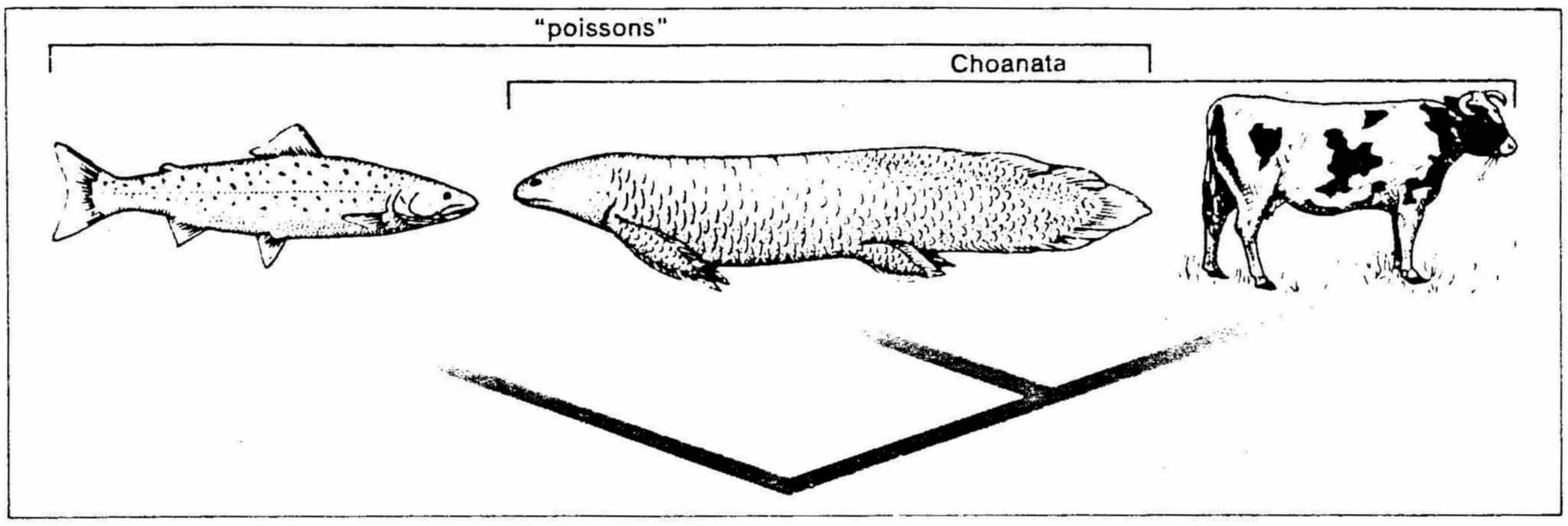


Figure 4. **Les dipneustes sont des vertébrés aquatiques à poumons. Malgré une ressemblance morphologique générale (écailles, nageoires, etc.) qui tend à rapprocher un dipneuste d'un poisson actinoptérygien comme le saumon, les dipneustes partagent avec les vertébrés tétrapodes (dont la vache) un certain nombre de caractères évolués : narines internes, épiglotte, oreillettes cardiaques à deux chambres, etc. Si ces caractères sont bien hérités d'un ancêtre commun aux dipneustes et aux mammifères, ils indiquent que les dipneustes sont plus apparentés aux mammifères qu'aux saumons. Dipneustes et mammifères sont classés dans le groupe Choanata (porteurs de narines internes). Le groupe « poisson » qui réunit dipneuste et saumon est paraphylétique. Le groupe Choanata est monophylétique.**

(fig. 2B). On peut affirmer qu'Hennig a, le premier, démontré de la façon la plus claire que les caractères primitifs ne sont pas les témoins d'une parenté phylogénétique étroite.

Enfin, la ressemblance peut être due à la possession des mêmes caractères évolués, hérités d'une espèce ancestrale commune. Par exemple, la possession de dents dites carnassières (dernière prémolaire en haut et première molaire en bas) chez les chats (félidés) et les chiens (canidés) peut servir à définir un groupe les réunissant : ce sont des carnivores. Un tel groupe sera nommé *monophylétique*, c'est-à-dire que le caractère « dents carnassières » est hérité d'un ancêtre commun (espèce fossile) aux deux espèces et qui leur est exclusif. Ce n'est pas en même temps l'ancêtre d'un autre groupe situé hors des carnivores (fig. 2C).

La vache, le saumon et le dipneuste.

Pour Hennig, seul le partage de caractères évolués (ou caractères *apomorphes*) autorise à réunir des organismes dans un même groupe. Ce sont les seuls qui puissent traduire une étroite parenté et qui permettent la construction de groupes monophylétiques. Cette méthode, qui ne prend en compte que les caractères évolués partagés, s'oppose à la pratique traditionnelle que préconisait notamment Simpson, et selon laquelle les caractères tant primitifs qu'évolués témoignent d'affinités profondes.

Lorsque plusieurs hypothèses de parenté phylogénétique sont envisagées et sont représentées par autant de cladogrammes, l'hypothèse la plus simple — la plus économique — sera retenue. Prenons par exemple le cas de la figure 3. Choisissons trois types d'animaux actuels, le goujon, le lézard et le bouquetin et recherchons quels sont les deux qui, parmi les trois sont les plus étroitement apparentés. Nous pouvons émettre l'hypothèse que le lézard et le bouquetin sont plus étroitement apparentés. En effet, malgré une morphologie générale différente, ils partagent certains caractères évolués tels que l'acquisition des quatre membres (tétrapodes), de poumons, d'amnios (annexe embryonnaire dans laquelle se développe l'embryon alors que, chez le goujon, l'embryon se développe en milieu aquatique, dans un œuf dépourvu d'amnios), etc. Une autre hypothèse serait d'envisager au contraire que goujon et lézard sont plus étroitement apparentés car ils partagent des caractères primitifs comme par exemple le sang froid ou l'oviparité, caractères perdus par le bouquetin. Mais cette deuxième hypothèse, outre le fait qu'elle est fondée sur le partage de caractères primitifs, est moins « économique » que la précédente puisqu'il faudrait admettre que les caractères évolués se seraient développés deux fois et indépendamment, chez le bouquetin d'une part, chez le lézard d'autre part. Le cladogramme de la figure 3 rend compte, en conclusion, de tous les caractères envisagés de la façon la plus économique. On en conclut que l'ancêtre commun au bouquetin et au lézard est moins ancien dans le temps que celui commun aux trois, ce que les fossiles ultérieurement découverts ne manqueraient pas (et ne manquent pas) de confirmer.

Si cet exemple là encore est presque caricatural, les choses deviennent moins évidentes lorsqu'on aborde des problèmes de relations de parenté plus délicats. La polémique engagée dans la revue *Nature*[6] à propos de la place du groupe des « poissons » à poumons (dipneustes) dans la classification illustre parfaitement l'opposition entre cladistes et partisans des méthodes plus traditionnelles. Le paléontologue américain Romer a déjà montré comment la classe des poissons était artificielle (*la Recherche*, n° 33, p. 347, avril 1973). Bien représentés au Dévonien (environ 370 millions d'années), les dipneustes ne sont plus repré-

1. Le vocabulaire du systématicien.

SYSTÉMATIQUE : science des classifications des êtres vivants. G. G. Simpson en donne une définition dans un sens plus large : étude scientifique des différents organismes, de leur diversité et de leurs relations.

CLASSIFICATION : en zoologie, action d'ordonner les animaux en groupes, c'est-à-dire de les distribuer par catégories en fonction de leurs relations de parenté.

TAXONOMIE (ou **TAXINOMIE**) : Simpson en donne la définition suivante : « étude théorique des bases, principes, règles et lois de la classification ». Le terme *taxonomie* a été créé par le botaniste de Candolle en 1813.

NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE : application de différents noms à chacun des groupes reconnus dans la classification zoologique.

TAXON : Simpson en donne la définition suivante : « un taxon est un groupe d'organismes reconnus en tant qu'unité formelle à chacun des niveaux d'une classification hiérarchique ». Par exemple, *Canis Lupus* (le loup) est un taxon de rang spécifique ; les Canidae (chien, loup, chacal) forment également un taxon de rang familial.

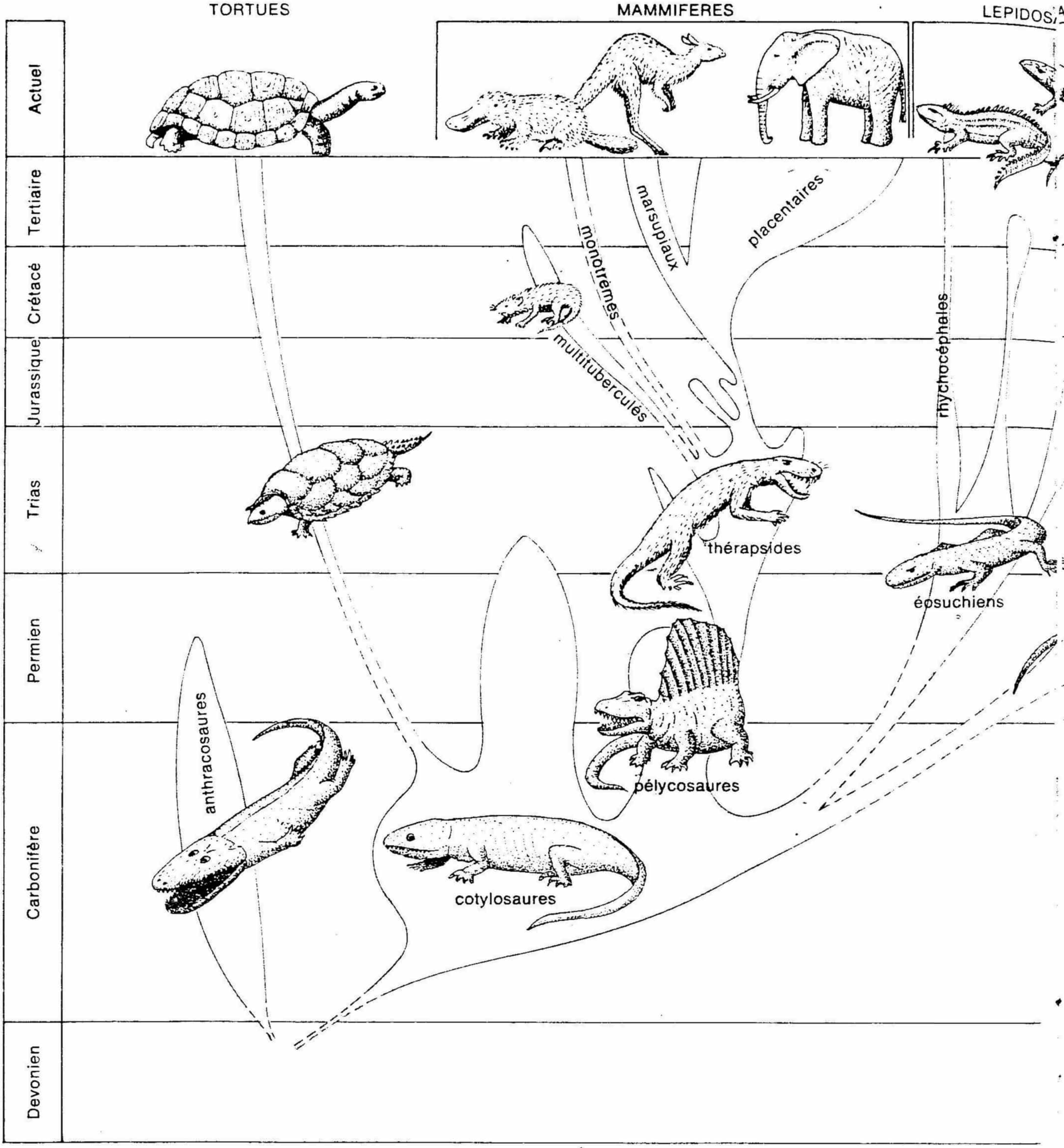
PHYLOGÉNIE : histoire du développement paléontologique des espèces organiques (créé et défini par Haeckel en 1866).

W. Hennig, *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin, 1950.

W. Hennig, *Phylogenetic systematic*, Univ. Illinois Press, 1966.

L. B. Halstead, *Nature*, 276, 759, 1978 ; G. Gardiner et al., *Nature*, 277, 175, 1979.

Traiter
r les fossiles comme des formes
les et non comme des ancêtres potentiels.
actuelles.



sentés de nos jours que par trois genres répartis en Amérique du Sud, Afrique et Australie. Au cours d'une discussion consacrée aux méthodes hennigiennes, lors d'un symposium à l'université de Reading en 1978, l'un des participants commenta l'« absurdité » du système hennigien en concluant que si l'on doit en croire les cladistes, un dipneuste était finalement plus proche d'une vache que d'un saumon, ce qui fit rire tout le monde, les cladistes comme les non cladistes! Malgré une ressemblance morphologique générale (écailles, nageoires, etc.) qui tend à rapprocher un dipneuste d'un poisson comme le saumon (actinoptérygien), les dipneustes partagent avec les vertébrés tétrapodes (dont la vache) un certain nombre de caractères évolués. Ce sont, en particulier, les deux oreillettes du cœur, le cône artériel sinueux, l'épiglotte, la structure de la ceinture pectorale et du membre antérieur (chez les formes fossiles) et, éventuellement, la présence de narines internes. Si ces caractères sont bien hérités d'une espèce ancestrale commune aux dipneustes et aux vertébrés tétrapodes (et rien actuellement ne réfute valablement cette hypothèse), ils indiquent effectivement et nécessairement que les dipneustes sont plus apparentés aux tétrapodes qu'aux saumons. De fait, on peut classer dip-

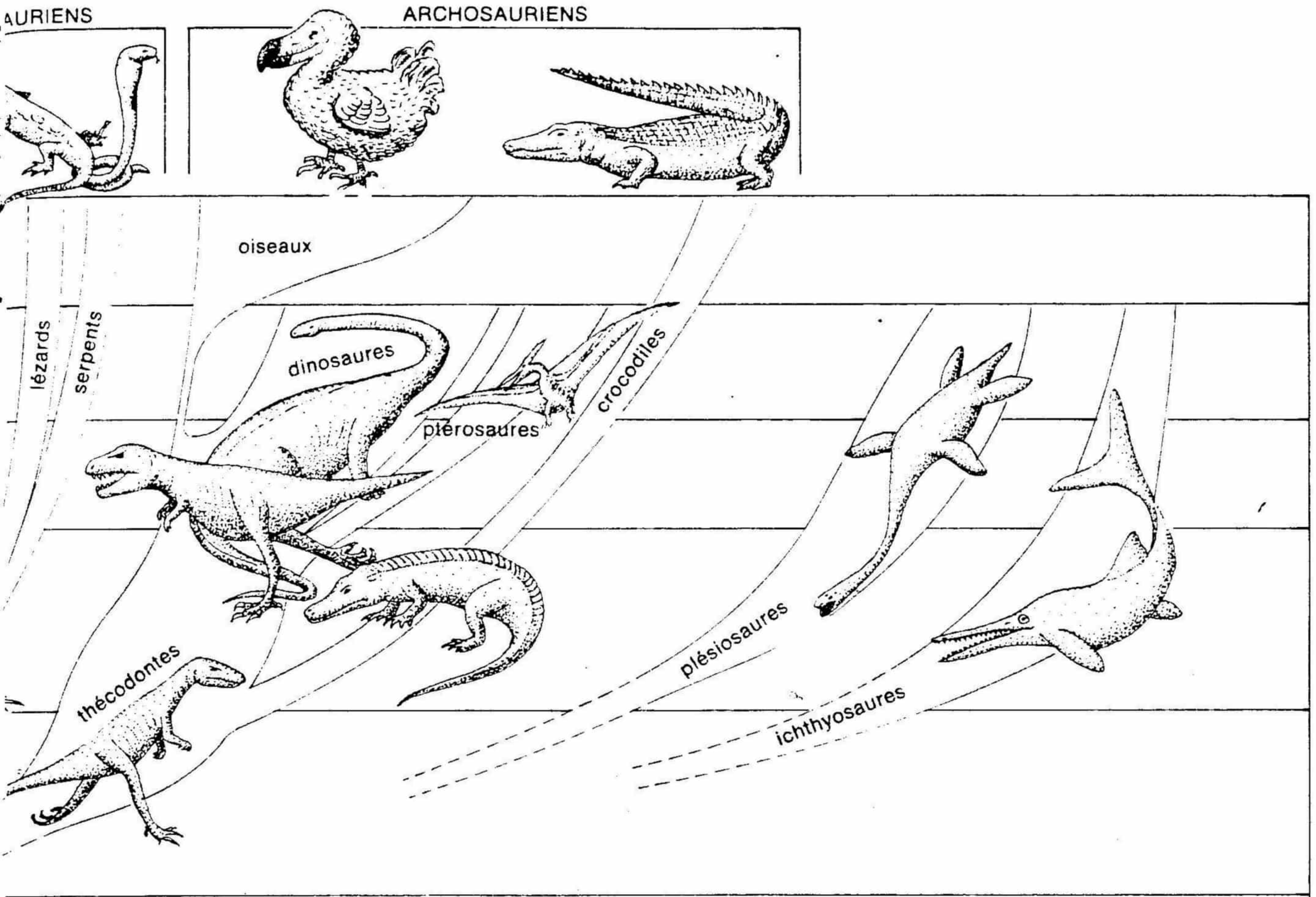


Figure 5. **L'arbre phylétique des amniotes, c'est-à-dire tous les vertébrés sauf les poissons et les amphibiens, comprend traditionnellement plusieurs groupes souches primitifs fossiles: les cotylosaures, groupe souche de tous les amniotes; les éosuchiens, groupe souche des lépidosauriens (serpents, lézards...); les thérapsides, groupe souche des mammifères; les thécodontes, groupe souche des oiseaux et crocodiles, etc. Ces groupes rassemblent de nombreuses espèces fossiles partageant des caractères primitifs et sont à l'origine de plusieurs branches divergentes conduisant aux espèces (ou groupes d'espèces) plus évoluées. Ces formes sont rassemblées, faute de connaître leurs relations de parenté précises, et n'ont pas d'histoire phylogénétique propre. D'autre part, on distingue dans la nature actuelle des groupes monophylétiques: tortues, mammifères, lépidosauriens, archosauriens (ces derniers renferment deux groupes monophylétiques : oiseaux et crocodiles). Chacun de ces groupes s'enracine par une seule espèce fossile ancestrale dans des groupes souches.**

Au contraire, Hennig a proposé de rechercher les « groupes frères » au lieu des groupes souches. Deux groupes frères sont deux groupes qui partagent au moins un caractère évolué et dérivent directement d'un ancêtre commun immédiat (une espèce fossile). Par exemple, lézards et serpents sont deux groupes frères. Le terme de « reptile », qui rassemble en fait différents groupes d'espèces aux affinités les plus diverses, n'a aucune signification phylogénétique. Les anthracosaures ne sont pas des amniotes, mais le groupe d'amphibiens peut-être le plus apparenté aux amniotes. Les relations de parenté des plésiosaures et des ichthyosaures sont encore problématiques.

neustes et mammifères dans le groupe Choanata (porteurs de narines internes). Le groupe « poisson » qui réunit dipneustes et saumon est paraphylétique; le groupe Choanata est monophylétique (fig. 4).

La place des fossiles.

La méthode de Hennig de construction des arbres phylogénétiques s'est révélée ainsi très différente de celle employée par la majorité des zoologistes. Nous avons vu précédemment que le cladiste cherche à établir des relations de parenté entre espèces (ou groupes d'espèces) sans rechercher de relations directes d'ancêtre à descendant. Mais qu'en est-il des fossiles? Dans le système préconisé par Simpson et Mayr, la phylogénie est essentiellement construite à partir de fossiles: toute espèce fossile est potentiellement l'ancêtre d'une autre ou d'une espèce actuelle. D'autre part, plus un fossile est ancien, plus ses caractères morphologiques sont tenus pour primitifs. L'arbre phylétique rend ainsi compte de relations d'ancêtre à descendant entre des espèces primitives et des espèces évoluées. De ce fait, la position chronologique d'un fossile sert en grande partie à définir la nature plus ou moins primitive d'un caractère. Hennig, quant à lui, préconise de traiter les fossiles comme les

Votre Connais-
issance
enie des vertébrés s'améliore.
de La Phylogénee.

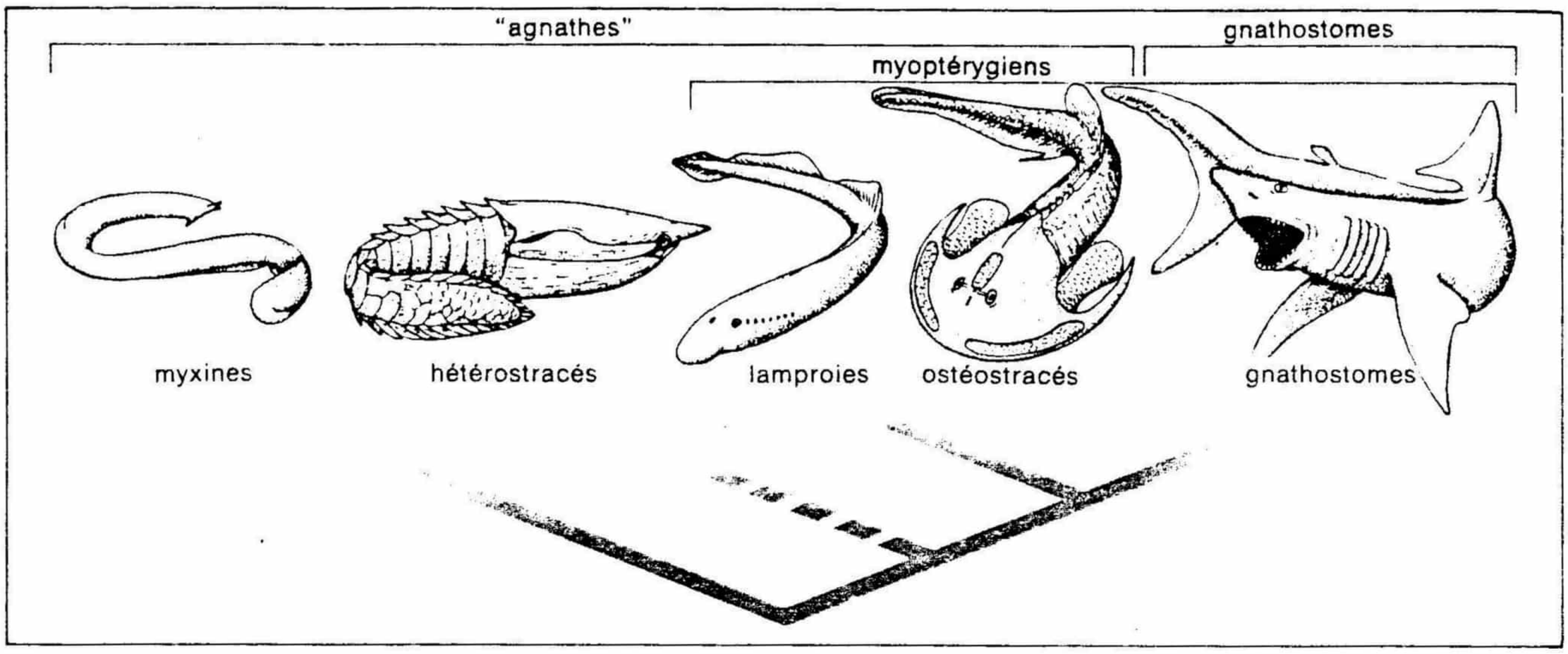


Figure 6. **Les vertébrés sont classiquement subdivisés en vertébrés pourvus de mâchoires (gnathostomes: poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux, mammifères) et vertébrés dépourcus de mâchoires (agnathes). Ces derniers ne sont plus représentés que par les lamproies et les myxines. Traditionnellement, les agnathes sont définis par l'absence de caractères évolués qui caractérisent les gnathostomes. Mais en réalité, les lamproies, et elles seules, partagent avec les gnathostomes un grand nombre de caractères anatomiques et physiologiques hérités d'un ancêtre commun. Les ostéostracés, groupe primitif, possèdent plusieurs caractères évolués. Mais ils étaient en plus pourvus de nageoires paires, semblables à celles des gnathostomes primitifs. C'est un argument supplémentaire pour rapprocher lamproies et gnathostomes qui formeraient deux groupes frères. Le terme « myoptérygien » a été proposé pour regrouper lamproies et gnathostomes. A l'ancienne dichotomie agnathe-gnathostome, se substitue donc la dichotomie myxine-myoptérygien. Les affinités des hétérostracés sont incertaines.**

formes actuelles et de ne pas les considérer comme des ancêtres potentiels. La position chronologique du fossile sert uniquement à dater l'époque de l'origine et de la différenciation des divers groupes. Mais elle ne préjuge pas *a priori* de la nature primitive ou évoluée de tel ou tel caractère. En revanche, les fossiles, une fois définie la nature de leurs caractères, se révèlent indispensables pour édifier des regroupements qu'il serait difficile et hasardeux de tenter à partir des seules formes actuelles. Par exemple, l'existence à l'Eocène et l'Oligocène d'espèces fossiles morphologiquement comparables permet de démontrer que les éléphants (proboscidiens) sont apparentés à des animaux qui ne leur ressemblent plus guère aujourd'hui : les siréniens (lamantins et dugongs) étroitement adaptés à la vie aquatique et dont les membres sont transformés en nageoires. Ainsi, les fossiles apportent un complément d'information sur des caractères qui, chez les formes actuelles du même groupe, sont soit oblitérés, soit très dérivés par rapport à leur état primitif.

Groupes frères et groupes souches.

Une dernière opposition sur laquelle nous insisterons entre système hennigien et simpsonien revêt une certaine importance en paléontologie. La notion d'espèce ancestrale fossile a vite abouti à la notion de groupe ancestral ou groupe « souche ». Ces groupes rassemblent de nombreuses espèces fossiles partageant des caractères primitifs et sont à l'origine de plusieurs branches divergentes conduisant aux espèces (ou groupes d'espèces) plus évoluées. Ces groupes sont donc constitués de formes rassemblées faute de connaître les relations de parenté précises définies par des caractères évolués partagés. Ils sont donc paraphylétiques selon la définition de Hennig. Par conséquent, ils ne peuvent pas avoir d'histoire propre d'un point de vue phylogénétique. En effet, un groupe A n'est jamais tout entier l'ancêtre d'un groupe B. C'est toujours une seule espèce de ce groupe A qui est l'ancêtre du groupe B. Ainsi lit-on dans Simpson (et d'autres) que, parmi les primates, les simiens (primates évolués) dérivent des prosimiens (primates primitifs). Autrement dit, les prosimiens forment le groupe souche des simiens, ce qui ne signifie pas que tous les prosimiens sont les ancêtres des simiens.

De même, l'arbre phylétique des amniotes, c'est-à-dire tous les vertébrés quadrupèdes à l'exception des amphibiens, renferme dans sa forme traditionnelle plusieurs groupes souches fossiles (fig. 5) : les cotylosaures, groupe souche des amniotes ; les éosuchiens, groupe souche des lépidosauriens (serpents, lézards, etc.) ; les thérapsides, groupe souche des mammifères, etc. Là encore, on considère traditionnellement que c'est le groupe souche qui est ancestral et non une seule espèce de ce groupe. Prenons par exemple le groupe souche des thécodontes dont sont issus, entre autres, les deux grands groupes de dinosaures et les crocodiles. Parmi les dits thécodontes regroupant des espèces qui ne partagent que des caractères primitifs, il a existé des espèces qui étaient plus étroitement apparentées aux dinosaures et d'autres qui l'étaient plus aux crocodiles (fig. 5).

Les groupes souches masquent ainsi les relations de parenté précises entre les différentes espèces fossiles qui les composent. Mais ils masquent également l'existence de groupes monophylétiques, c'est-à-dire de groupes dont les constituants proviennent d'une espèce ancestrale commune. Pour reprendre l'exemple précédent, si l'on pouvait montrer qu'il existe effectivement des thécodontes exclusivement apparentés aux crocodiles, ils formeraient, avec les véritables crocodiles, un groupe monophylétique.

Pour cette raison, Hennig a proposé de rechercher les « groupes frères » au lieu des « groupes souches ». Selon lui, deux groupes frères sont deux groupes qui dérivent directement d'une espèce ancestrale commune immédiate. Toujours pour reprendre l'exemple précédent, la phylogénie des amniotes de la figure 5 ne nous indique pas quel est le groupe frère fossile des crocodiles. En revanche, lézards et serpents (lépidosauriens) sont deux groupes frères qui dérivent d'un ancêtre commun immédiat, qui n'est pas en même temps l'ancêtre des rhynchocéphales. Ils forment ensemble un groupe monophylétique nommé Squamata. Comme nous l'avons vu précédemment, les groupes monophylétiques ne sont définis que par le partage de caractères évolués hérités de l'espèce ancestrale, qui, seuls, témoignent d'affinités profondes.

La phylogénie de Hennig n'est donc représentée que par une hiérarchie de groupes monophylétiques. Cette recherche de groupes frères est radicalement différente de celle des groupes souches qui rassemblent différents fossiles, faute de connaître leurs relations de parenté précises. Ainsi, les phylogénies traditionnelles, fondées en partie sur les groupes-souches primitifs, seront nécessairement modifiées en fonction des progrès de l'analyse des relations de parenté et la reconnaissance des groupes frères. Malgré leur démantèlement, les groupes souches primitifs existeront encore longtemps dans les phylogénies, car les fossiles, en raison de leur nature incomplète, ne permettent pas toujours de découvrir les caractères évolués nécessaires à l'établissement des relations de parenté. Quoi qu'il en soit, notre connaissance de la phylogénie des vertébrés s'améliore grâce à l'analyse cladistique. Cela ne va pas sans conséquences sur la classification, comme nous allons le voir à l'aide de quelques exemples.

Lamproies et myxines: la fin d'une vieille association.

Les vertébrés sont classiquement subdivisés en vertébrés pourvus de mâchoires (gnathostomes: poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux, mammifères) et vertébrés dépourvus de mâchoires (agnathes). Ces derniers, abondants au début du Paléozoïque (environ entre 500 et 330 millions d'années), ne sont plus représentés dans la nature actuelle que par les lamproies et les myxines. Les gnathostomes, en revanche, après avoir supplanté les agnathes dans les mers, ont envahi les eaux douces et les continents. Les différents groupes de gnathostomes partagent plusieurs caractères évolués qui attestent de leur ascendance commune. Ce sont, bien sûr, les mâchoires, mais aussi la présence dans l'oreille interne d'un organe de l'équilibration composé de trois canaux semi-circulaires, la présence de myéline dans le système nerveux, etc.

Dans la plupart des manuels de zoologie et de paléontologie, les agnathes sont définis par l'absence de ces différents caractères évolués. Mais en réalité, des recherches récentes ont montré que les lamproies partagent avec les gnathostomes de nombreux caractères évolués que l'on ne retrouve pas chez les myxines.[7] Ce sont, par exemple, la présence de muscles associés aux rayons des nageoires impaires, la présence d'une hypophyse (glande située à la base du cerveau) subdivisée, d'une innervation cardiaque, d'une osmorégulation ou d'un «œil» pinéal sensible à la lumière. Tous ces caractères suggèrent que les lamproies et les gnathostomes possèdent un ancêtre commun qui n'est pas le même que celui des myxines. Ces dernières, en effet, ont encore une immunité rudimentaire, elles sont presque incapables de survivre à une variation de la salinité et ont un cœur sans innervation. La plupart de leurs caractères anatomiques et biochimiques indiquent un état beaucoup plus simple que celui des lamproies et des gnathostomes.

Compte tenu de ces faits, les agnathes actuels semblent bien constituer un groupe paraphylétique au sens de Hennig, ce que confirme l'étude des agnathes fossiles. Ainsi, les ostéostracés, qui vivaient il y a 350 millions d'années, partagent avec les lamproies plusieurs caractères évolués. Mais ils étaient, en plus, pourvus de nageoires paires anatomiquement et fonctionnellement semblables à celles des gnathostomes primitifs. Ces nageoires ont régressé chez les lamproies puisque celles-ci ne possèdent plus que des nageoires impaires. Les ostéostracés forment donc le groupe-frère des lamproies et l'ensemble ostéostracés-lamproies constitue le groupe-frère des gnathostomes. Ainsi, contrairement à ce qui est souvent admis, il semble bien qu'il a existé, il y a près de 500 millions d'années, un ancêtre commun aux lamproies et aux gnathostomes (fig. 6). Le terme de myoptérygiens a été proposé[7] pour regrouper les lamproies et les gnathostomes. A l'ancienne dichotomie agnathes-gnathostomes se substitue donc la dichotomie myxine-myoptérygiens.

Tortues, crocodiles et oiseaux.

Le cas des reptiles est voisin du précédent à cette différence près que la nature paraphylétique de cet ensemble de vertébrés, qui comprend aussi bien les serpents et lézards que les crocodiles et les tortues, était connue depuis fort longtemps. Cependant, dans bien des manuels, la notion de «classe des reptiles» subsiste en même temps que celle de classe des oiseaux et classe de mammifères.

Aujourd'hui, l'analyse cladistique permet de reconnaître à l'intérieur de l'ancienne «classe des reptiles» trois groupes monophylétiques: les tortues, les lépidosauriens (lézards, serpents et rhynchocéphales) et les archosauriens (fig. 5 et 7).

Les archosauriens forment un groupe important qui a dominé la terre durant l'ère secondaire (de — 230 à — 65 millions d'années). Ils comprennent, outre le groupe souche des thécodontes dont nous avons parlé précédemment, les crocodiles, les dinosaures (probablement polyphylétiques), les ptérosaures («reptiles volants»), et les oiseaux. Seuls deux sous-groupes d'archosauriens, les crocodiles et les oiseaux, survivent dans la nature actuelle. Or, on sait depuis longtemps que, par leur anatomie, les oiseaux sont plus étroitement apparentés aux crocodiles qu'à tout autre groupe actuel, que ce soit les serpents, les lézards, les rhynchocéphales ou les tortues (fig. 7).

Le groupe monophylétique des Archosauria contient donc des groupes actuels appartenant respectivement à la classe Aves (oiseaux) et à la classe Reptilia. Il y a donc contradiction claire entre les anciennes classifications fixistes et les données phylogénétiques. Il est désormais évident que la dualité Aves-Reptilia est sans signification phylogénétique. La

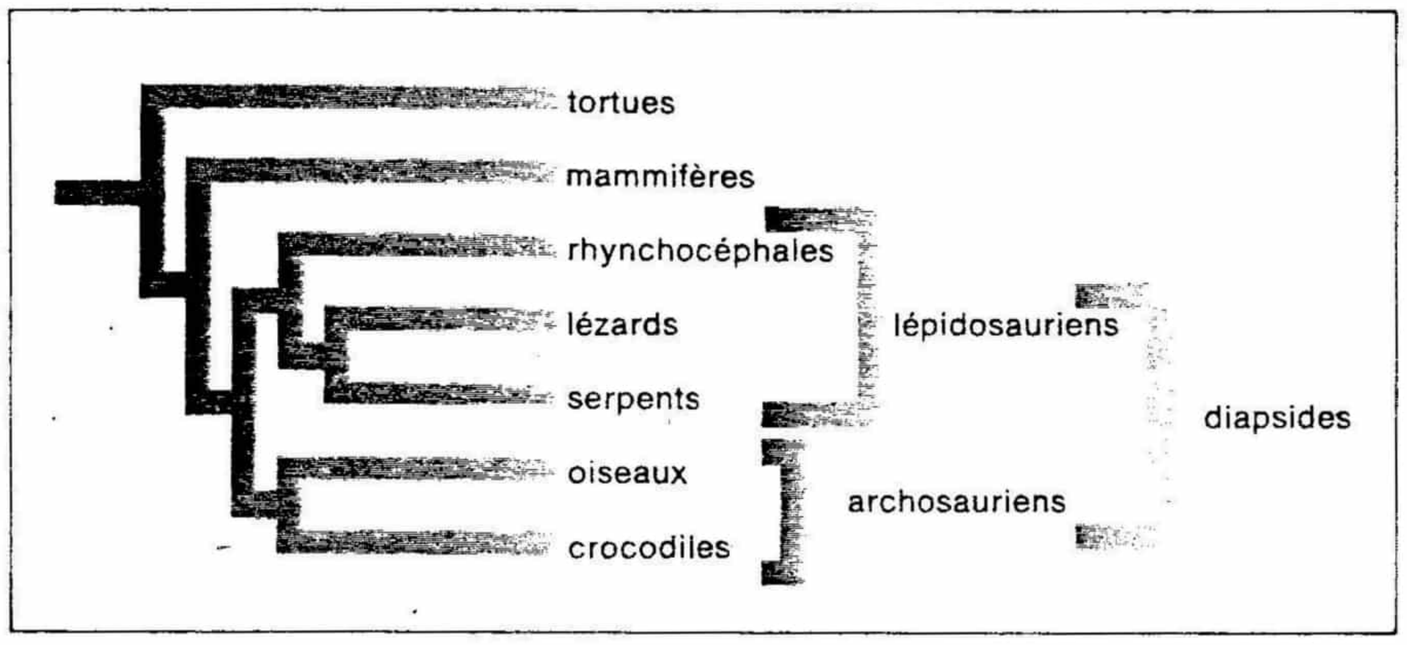


Figure 7. **L'analyse cladistique permet de reconnaître à l'intérieur de l'ancienne «classe des reptiles» trois groupes monophylétiques actuels: les tortues, les lépidosauriens (lézards, serpents et rhynchocéphales) et les archosauriens (oiseaux et crocodiles).**

En effet, par leur anatomie, les oiseaux sont plus étroitement apparentés aux crocodiles qu'à tout autre groupe de «reptiles» actuels, que ce soit les serpents, les lézards, ou les tortues. Dans la classification traditionnelle, on considère que les oiseaux sont tellement éloignés de leur condition ancestrale que l'on doit faire d'eux une classe distincte au sein des vertébrés. Les cladistes, quant à eux, considèrent qu'une classification, isolant les oiseaux et réunissant les crocodiles aux lépidosauriens et aux tortues, masquerait les relations phylogénétiques existant entre ces groupes. On voit donc comment éclate littéralement la «classe» des reptiles. D'après les récents travaux du paléontologue américain Gaffney, les tortues seraient le groupe frère de tous les autres amniotes. Cette hypothèse (illustrée aussi par la fig. 5) **est controversée.**

(7) P.

Janvier, *Ann. Sci. nat. (Vert.)*, 64, 113, 1977.

S. Løvtrup, *The phylogeny of vertebrata*, Wiley, Londres, 1977.

notion d'Archosauria se superpose à la vieille classification sans pouvoir s'y glisser. Il y a un divorce irrépressible entre les deux types de classification. Dans la classification traditionnelle dont Mayr est partisan,[3] on considère que les oiseaux sont tellement éloignés de leur condition ancestrale (en particulier par l'acquisition d'ailes munies de plumes) que l'on doit faire d'eux une classe distincte au sein des vertébrés. De nombreuses discussions ont eu lieu à ce propos[3, 8, 9, 10] entre les partisans du *statu quo* (classe des reptiles et classe des oiseaux) et ceux préconisant de réunir dans les Archosauria les crocodiles et les oiseaux.

En ce qui concerne les tortues, le paléontologue américain Gaffney a proposé récemment qu'elles pouvaient représenter le groupe frère de tous les autres amniotes, regroupés sous le nom d'Eureptilia. Ces derniers seraient caractérisés par la présence d'un organe de Jacobson (organe accessoire de l'olfaction) complexe, présent à l'état embryonnaire chez les oiseaux et les mammifères. Chez les tortues, il n'existe pas d'organe de Jacobson, même à l'état embryonnaire. Toutefois, la mention d'un organe de Jacobson chez les amphibiens (voire les dipneustes) pourrait suggérer qu'il s'agit d'un organe primitivement présent chez tous les tétrapodes, mais perdus chez les tortues. Néanmoins, il semble que l'organe de Jacobson des amphibiens ne soit pas totalement l'homologue de celui des Eureptilia. A ce caractère, s'ajoute la présence de fenestrations dans le crâne qui n'existent ni chez les tortues, ni chez les amphibiens, ni chez les poissons. On voit donc comment éclate littéralement la « classe » des reptiles (fig. 7).

La disparition des pinnipèdes.

Récemment dans les colonnes de *la Recherche*, (n° 105, p. 1058, novembre 1979), on a pu lire, à propos de la vie sociale des phoques, que les « phoques » ou « phocidae » appartiennent au même groupe zoologique que les otaries : « les pinnipèdes ». Ce qui n'a à première vue rien d'étonnant. Mais ces dernières années, notre connaissance de la phylogénie des « pinnipèdes » s'est affinée et il est apparu, en particulier au paléontologue américain Tedford, que phoques et otaries ne dérivaient pas d'un ancêtre commun, mais que les premiers étaient apparentés aux mustélidés (martres, visons, belettes, loutres, etc.), tandis que les secondes étaient apparentées aux canoïdes (chiens, ours, ratons-laveurs, etc.) et peut-être plus particulièrement aux ours. Aujourd'hui, les phoques sont classifiés dans les mustéloïdes et les otaries dans les canoïdes ou les ursoïdes. Les pinnipèdes, groupe artificiel, n'ont donc plus de signification phylogénétique. Ceci n'est révolutionnaire qu'en apparence. Nombre de vieux travaux avaient envisagé la double origine des pinnipèdes (c'est-à-dire la nature polyphylétique du groupe) et ce, dès le XIX[e] siècle avec les travaux de l'Anglais Mivart ! Récemment le paléontologue français de Muizon a entériné les résultats de Tedford, après étude de phoques fossiles d'Amérique du Sud. Si l'on sait communément que phoques et otaries se distinguent à première vue par l'absence d'oreille externe chez les phoques, nombre de détails anatomiques trahissent une adaptation à la nage bien différente chez ces deux groupes. La forme générale, comparable, n'est due qu'à un phénomène de convergence. L'analyse cladistique de Tedford a montré en particulier que de petites « loutres » fossiles (*Potamotherium*), ayant vécu il y a 25 millions d'années environ, possédaient des traits de la morphologie de l'épaule que l'on ne retrouve que chez les phoques. En 1945, Simpson[1] faisant part de la possibilité d'histoires phylogénétiques différentes pour les phoques et les otaries, les réunissait néanmoins encore dans le sous-ordre des pinnipèdes — qu'il opposait aux carnivores terrestres (Fissipedia) — en fonction de « la remarquable spécialisation et de la déviation du groupe entier ». Rien de moins phylogénétique que cette assertion ! La réunion des phoques et des otaries dans un même groupe ne témoignant pas d'une ascendance commune ne peut se justifier dans un système phylogénétique et, comme les anciens pachydermes, les pinnipèdes doivent être rayés de la classification. Il n'est donc pas étonnant d'observer que de nombreux caractères sépa-

2. Le cladisme : Karl Popper ou Claude Bernard.

■ Certains cladistes, dont les paléoichthyologistes Miles du British Museum (N.H.), Bonde de l'université de Copenhague, Wiley, de l'université du Kansas, le paléoherpétologiste Gaffney, de l'American Museum, et l'anatomiste Gasc du Muséum de Paris, se sont référés à l'œuvre de Popper pour assurer qu'en matière de recherche phylogénétique le cladisme était une véritable science. En effet, en réaction contre l'approche « éclectique » de Mayr-Simpson, selon laquelle la classification ne peut être une science exacte et relèverait plutôt d'un « art », les cladistes se sont empressés de doter la classification d'une véritable stratégie épistémologique. Cela n'est pas sans rappeler la démarche de Darwin dont la rhétorique épistémologique a été mise en évidence récemment (*la Recherche*, n°102, p. 794, juillet-août 1979).

L'analyse cladistique met en évidence les relations de parenté phylogénétique entre des taxons. La classification exprime ultérieurement ces relations phylogénétiques en nommant dans un système hiérarchique les groupes monophylétiques. Le principe d'économie d'hypothèses permet de tester en premier chef les théories de relation de parenté en choisissant la solution qui implique, dans une construction phylogénique, le moins de convergences ou de réversions de caractères : la solution la plus simple est la meilleure.

L'hypothèse phylogénétique cladiste peut-être à tout moment *réfutée* en fonction de tout changement d'interprétation des prémisses (sens de l'évolution) ou de tout fait nouveau. C'est en cela, et à divers autres points de vue, que la classification cladistique peut être tenue pour scientifique, puisque, pour Popper, le propre d'une théorie scientifique est de pouvoir être réfutée (ou « falsifiée »). Cette attitude des cladistes est, comme on l'a vu, dirigée notamment contre Simpson, pour qui la classification étant un « art », fait appel à l'« ingéniosité » du systématicien. Une classification simpsonienne ne peut, dès lors, être réfutée. Dans un article consacré à l'équipement conceptuel de la méthode scientifique, à propos de ce qu'il nomme la « biologie comparée », Nelson[13] a bien montré comment, dans les sciences naturelles, la théorie scientifique était trop souvent remplacée par l'explication autoritaire. A cet égard, la paléontologie est souvent tenue pour une science d'auteur.

Si l'œuvre de Karl Popper est considérée par les cladistes anglo-saxons comme l'un de leurs chevaux de bataille, les biologistes français, réticents à s'y référer, ont néanmoins la ressource de faire appel à l'œuvre de Claude Bernard que Popper ignore dans sa « Logique de la découverte scientifique ». En effet, ainsi qu'il a été dit aux « Entretiens du Muséum »,[14] Claude Bernard, bien avant Popper, avait analysé et défini méthode et théorie scientifiques. Lorsque Popper parle de « méthode hypothético-déductive », Claude Bernard parlait d'« induction » et de « syllogisme » (qu'il identifiait à la déduction) ; lorsque Popper parle de « falsifiabilité » ou « réfutation », Claude Bernard parlait de « contre-épreuve » et de « contrôle ». Enfin, lorsque Popper affirme qu'une théorie n'est scientifique que si elle peut être réfutée, Claude Bernard écrivait : « lorsque (...) nous avons émis une idée ou une théorie, nous ne devons pas avoir pour but de la conserver en cherchant tout ce qui peut l'appuyer (...), nous devons au contraire examiner (...) les faits qui semblent la renverser » et il concluait déjà « quand on veut trouver la vérité, on ne peut asseoir solidement ses idées qu'en cherchant à détruire ses propres conclusions par des contre-expériences ».

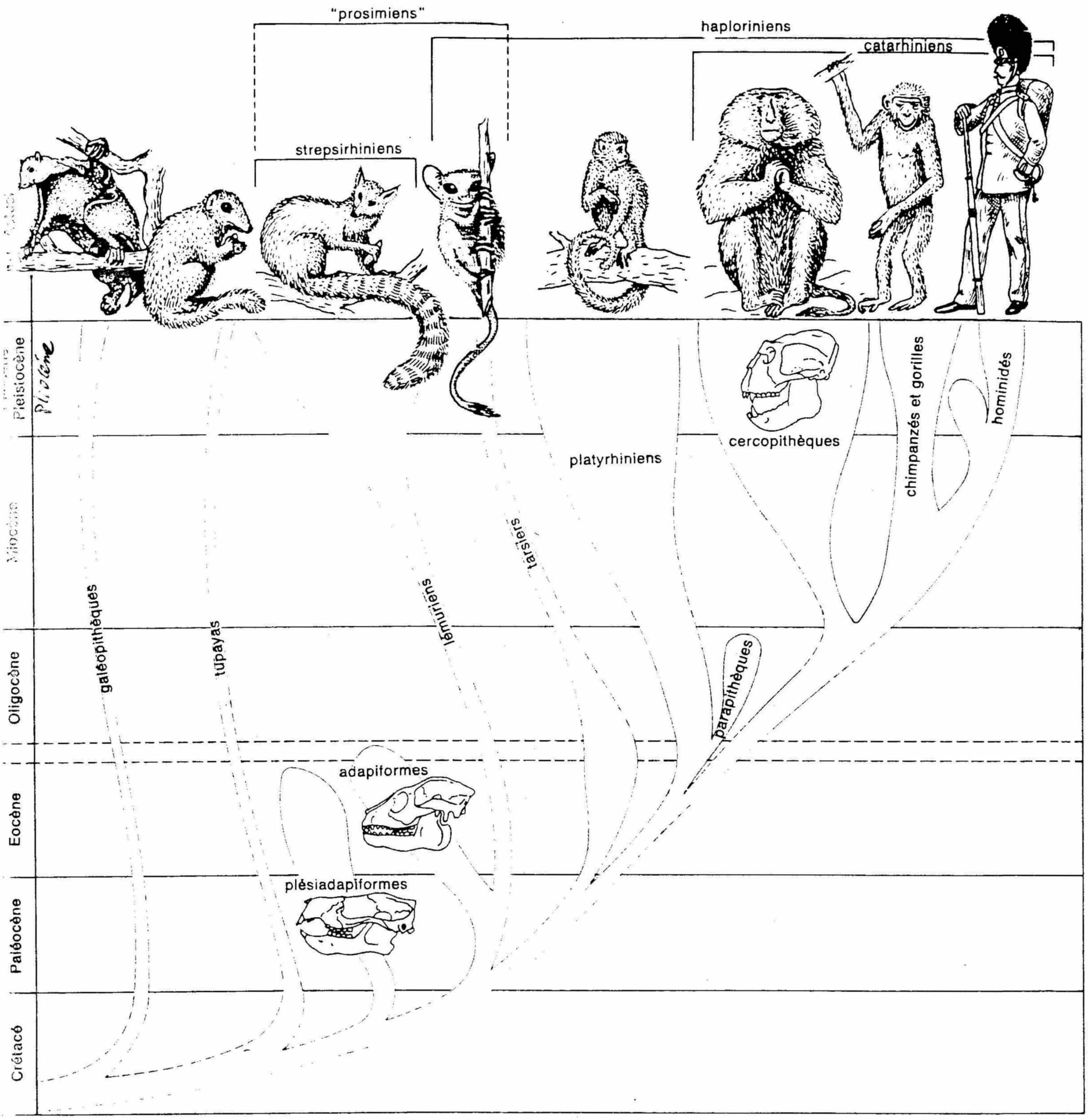


Figure 8. **L'analyse cladistique permet de diviser les primates en plusieurs groupes monophylétiques.**

Les tupaias constituent le groupe frère de tous les primates (d'après la biochimie), alors qu'on les a pendant longtemps considérés comme des insectivores, puis comme des primates très primitifs.

Les lémurs, loris et galagos forment le groupe frère de l'ensemble tarsiers et singes (homme compris). Tarsiers et singes ont un ancêtre commun dont ils ont hérité un certain nombre de caractères évolués dont le plus évident est le nez. Ils forment ensemble un groupe monophylétique nommé « haplorhiniens ». Lémurs, loris et galagos possèdent à la place du nez une « truffe » considérée comme un caractère primitif. Cet ensemble, opposé aux haplorhiniens, est nommé « strepsirhinien ». Cet arbre phylétique, fondé sur l'analyse cladistique, ne renferme pas de groupe souche.

Le type de classification qui en dérive s'oppose à celle préconisée par Simpson où lémurs, galagos, loris et tarsiers sont regroupés ensemble sous le nom de « prosimiens ». Définis par la possession en commun de caractères primitifs (groupe paraphylétique), ils sont opposés aux « simiens » (singes et hommes) évolués (redessiné d'après Hoffstetter).

(a) D. E. Rosen, *Syst. Zool.*, 23, 446, 1974.
G. Nelson, *Syst. Zool.*, 23, 452, 1974.
(b) W. Hennig, *Syst. Zool.*, 24, 244, 1975.

rent phoques et otaries y compris dans le comportement social.

La classification des primates.

Un exemple particulièrement démonstratif, illustré par Hoffstetter,[11] est celui de la classification des primates. La phylogénie de ce groupe (fig. 8), aujourd'hui, admise par la grande majorité des primatologues, est le résultat d'une approche multidisciplinaire (paléontologie, anatomie comparée, immunologie, acides aminés, hématologie, acides nucléiques, etc.). L'arbre phylétique déjà ébauché par l'anatomiste Le Gros Clark en 1959 n'a pas cessé d'être corroboré, bien que la position de certains groupes fossiles demeure discutée (*la Recherche*, n° 82, p. 842, octobre 1977).

Les primates peuvent être maintenant divisés en plusieurs groupes monophylétiques. Les tupaia constituent le groupe frère de tous les primates alors qu'on les avait tout d'abord considérés comme des insectivores puis comme des primates très primitifs (*La Recherche*, n° 110, p. 469, avril 1980). Tarsiers et singes (l'homme inclus) ont un ancêtre commun dont ils ont hérité un certain nombre de caractères évolués (mode de placentation, acides nucléiques, chaînes d'hémoglobine). En outre, ils partagent un caractère évolué évident, le nez, dû à la migration de la muqueuse externe du museau vers l'intérieur des narines. Ils forment par conséquent un ensemble monophylétique nommé haplorhiniens. A cet ensemble s'oppose le groupe monophylétique des strepsirhiniens qui possèdent encore, à la place du nez, une « truffe » ou rhinarium et rassemblent les lémurs, loris et galagos.

Malheureusement, le terme de « prosimiens », regroupant les lémurs, galagos, loris, ainsi que les tarsiers, à la suite de la classification de Simpson, subsiste dans bien des manuels. Ce groupe y est opposé aux simiens (singes et hommes). Mais c'est en fait un groupe paraphylétique puisqu'il a été défini sur la base de caractères primitifs. La nature non phylogénétique de cet ensemble fut dénoncée dès 1953 par le primatologue Osman Hill pour qui les caractères communs aux tarsiers et singes étaient dus à une parenté commune. Le progrès n'est pas toujours fulgurant, mais il est significatif que la classification phylogénétique des primates apparaisse même dans les livres de vulgarisation destinés aux enfants.[12]

Enfin, dans un domaine qui soulève souvent les passions, les relations de parenté entre les grands singes et l'homme montrent que le chimpanzé et le gorille sont plus proches parents de l'homme que de l'orang-outan (*la Recherche*, n° 98, p. 260, mars 1979). Cela signifie qu'il a existé une espèce fossile dont descendent gorille, chimpanzé et homme et qui n'était pas en même temps l'ancêtre de l'orang-outan. Quelques auteurs, appliquant les principes hennigiens, proposent donc de réunir dans la famille des hominidés les chimpanzés et le gorille avec l'homme.

Au contraire, Mayr, Simpson et bien d'autres sont partisans de maintenir tous les grands singes dans un même groupe (paraphylétique) en en excluant l'homme. Celui-ci, par son succès adaptatif, se serait tellement éloigné de la condition ancestrale qu'il justifierait l'existence d'une famille pour lui seul. Huxley était allé jusqu'à proposer un grade unique pour l'homme, les Psychozoa. Ceci n'est pas sans nous rappeler les idées de Blumenbach (1791) qui avait opposé les bimanes (l'homme) aux quadrumanes, celles du zoologiste allemand Illiger (1811) avec les Erecta (position érigée), celles d'Owen (1857) avec les Archencephala (possesseurs de cerveaux supérieurs) ou encore celles de Quatrefages (1861) avec le « règne humain » (caractérisé par l'« âme humaine »).

Une relecture du monde vivant.

Aujourd'hui, il peut paraître étonnant que des notions aussi répandues que celles de classes des reptiles et des oiseaux, la division du règne animal entre vertébrés dépourvus de mâchoires et vertébrés munis de mâchoires, le groupe des pinnipèdes ou encore les grandes lignes de la classification des primates, soient entièrement remises en cause. Fallait-il attendre Hennig pour entreprendre un tel chambardement? Dès 1934, le paléontologue suédois Säve-Söderbergh avait dénoncé (et expliqué) les pratiques des zoologistes en matière de classification des vertébrés, pratiques qu'il résumait de la façon suivante : « je pense que la vieille classification des vertébrés exprime un point de vue anthropocentrique dans la mesure où le groupe Vertebrata dans son entier est regardé comme une succession d'étapes menant à l'homme ».

La classification cladistique, dans ses prémisses, a bien entendu soulevé de nombreuses critiques. Certes, une classification zoologique phylogénétique, but ultime et idéal, pourrait constituer un système de référence unique pour tous les biologistes, puisqu'elle est liée à un processus historique unique et non arbitraire. Cependant, il est clair qu'une classification phylogénétique stable, la seule sur laquelle il pourrait y avoir un consensus, est seulement ébauchée à l'heure actuelle. En effet, peu de groupes ont été examinés dans une optique cladistique et des essais de classification phylogénétique à grande échelle, comme celle des mammifères par Mc Kenna en 1975, ont pu paraître prématurés.

Des obstacles demeurent, si l'on veut traduire la phylogénie en termes de classification. Malgré ces difficultés, liées par exemple à la reconnaissance de l'état d'un caractère (évolué ou primitif), au dépistage des cas de convergence et de parallélisme, etc. il n'en reste pas moins que, selon Simpson lui-même (1975), la méthode de Hennig pour les reconstructions phylogénétiques est une contribution majeure. On s'aperçoit aujourd'hui que les recherches phylogénétiques, ce que l'Américain Nelson[13] appelle la « biologie comparée », sortent à peine de l'enfance. C'est plus qu'encourageant! Une relecture du monde vivant s'impose à tous les néontologues et paléontologues. La méthode phylogénétique de Hennig a contribué considérablement au renouveau de la systématique : elle nous rappelle « la permanence et l'actualité » d'une science qui n'est pas, contrairement à l'opinion courante, destinée à mettre un nom sur une étiquette.

La systématique doit rendre compte de l'évolution du monde vivant et de son extraordinaire diversité, grâce à une compréhension sans cesse améliorée de la phylogénie. Pour le paléontologue danois N. Bonde (1977), ne pas admettre le système hennigien équivaudrait, pour un chimiste, à refuser la classification périodique des éléments.

Sans aller jusque-là, il faut reconnaître que, grâce à Hennig, la vigueur des débats entre systématiciens de tous horizons témoigne du dynamisme d'une discipline qui se révèle comme une « science de pointe », voire expérimentale si l'on tient compte des confrontations multidisciplinaires qui s'imposent aujourd'hui. La systématique phylogénétique nous offrira demain une autre image du monde vivant et fossile. ■

Pour en savoir plus :

Sur la systématique cladistique :

■ W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, Univ. Illinois Press, 1966.

■ R.A. Crowson, *Classification and Biology*, Heinemann, 1970.

■ N. Eldredge et J. Cracraft, *Phylogenetic Paterns and Evolutionary Process* (Method and theory in comparative biology), Columbia Univ. Press, 1980.

■ D. Goujet et L. Matile (eds), *Systématique cladistique*, publication du laboratoire d'entomologie générale et appliquée du Muséum, Entretiens du Muséum, 1978.

■ Cl. Dupuis, *Permanence et actualité de la systématique : la systématique phylogénétique de W. Hennig*, Cahiers des naturalistes, *34*, 1, 1979.

Sur la systématique traditionnelle :

■ G.G. Simpson, *Principles of Animal Taxonomy*, Columbia Univ. Press, 1961.

■ E. Mayr, *Principles of Systematic Zoology*, Mc Graw-Hill, 1968.

■ Ch. Devillers, *Introduction à l'étude systématique des vertébrés*, Doin, 1973.